昆 虫 学 报 Acta Entomologica Sinica, February 2007, 50(2):125 - 135 ISSN 0454-6296

马尾松毛虫对马尾松和湿地松的选择与适应研究

何 忠[1],曹红珍[2],曾菊平[1],梁玉勇[1,3],韩瑞东[4],戈 峰[1,*]

(1. 中国科学院动物研究所,农业虫鼠害综合治理研究国家重点实验室,北京 100080;2. 江西省森林病虫害防治站,南昌 330077;3. 江西农业大学,江西南昌 330045;4. 潍坊科技职业学院,山东寿光 262700)

摘要:用马尾松老叶、新叶,湿地松老叶、新叶,当年生马尾松新叶、湿地松新叶和当年生以 20% 和 40% β-蒎烯处理过的马尾松新叶作食料饲养马尾松毛虫。结果表明:马尾松毛虫幼虫在第 1 代发生期取食马尾松老叶、马尾松新叶、湿地松老叶和湿地松新叶等 4 种不同质量的食料后,因其食料中 10 种必需氨基酸含量和挥发性物质 β-蒎烯含量的不同,导致幼虫的存活率差异显著。其中,取食马尾松老叶的幼虫成活率最高(44%),依次为马尾松新叶(32.7%)、湿地松老叶(4%),而取食湿地松新叶的幼虫全部死亡。通过马尾松针叶增加外援 β-蒎烯喂养马尾松毛虫实验,表明增加了外源 β-蒎烯的松针饲养的马尾松毛虫幼虫与用同样松针未增加外源 β-蒎烯饲养的幼虫相比,死亡率明显提高;松树中 β-蒎烯含量的增加与幼虫成活率呈显著负相关。由此,我们阐明了马尾松与湿地松对马尾松毛虫的抗虫机制。

关键词:马尾松毛虫;马尾松;湿地松;寄主选择;氨基酸;β-蒎烯;存活率;死亡率

中图分类号:Q968 **文献标识码**:A **文章编号**:0454-6296(2007)02-0125-11

Feeding preference of *Dendrolimus punctatus* Walker (Lepidoptera: Lasiocampidae) on pines *Pinus massoniana* and *P. elliottii*

HE Zhong[1], CAO Hong-Zhen[2], ZENG Ju-Ping[1], LIANG Yu-Yong[1,3], HAN Rui-Dong[4], GE Feng[1,*] (1. State Key Laboratory of Integrated Management of Pest Insects and Rodents, Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100080, China; 2. The Forest Pest Management Station of Jiangxi Province, Nanchang 330007, China; 3. Jiangxi Agricultural University, Nanchang 330045, China; 4. Weifang College of Science and Technology, Shouguang, Shandong 262700, China)

Abstract: Larvae of *Dendrolimus punctatus* Walker (Lepidoptera: Lasiocampidae) were fed with young needles, old needles and β-pinene-treated (20% and 40% in concentration) young needles of masson pine (*Pinus massoniana*) and slash pine (*P. elliottii*) respectively in the laboratory. The survival rates of the larvae among these needle groups were observed. The masson pine old needle group had the highest survival rate (44%), followed by the masson pine young needle group (32.67%) and the slash pine old needle group (4%), while all larvae feeding on slash pine young needles died. The analysis of the amino acid content and β-pinene showed the content of amino acid was highest but the content of β-pinene was lowest in masson pine old needles. In contrast, the content of amino acid was lowest but the content of β-pinene was highest in slash pine young needles. Also, the mortality rate of the larvae feeding on the β-pinene-treated needles was higher than that of the control. We speculated that the high content of β-pinene and the low content of amino acid could lead to high mortality of *D. punctatus* larvae feeding on slash pine needles. The content level of β-pinene should be considered as a standard for the resistance ability to *D. punctatus*, which prefers to feed on masson pine but not slash pine in the wild.

Key words: *Dendrolimus punctatus*; *Pinus massoniana*; *Pinus elliottii*; host preference; amino acid; β-pinene; survival rate; mortality

---

基金项目:国家自然科学基金重点资助项目(30330490)

作者简介:何忠,男,1937 年生,高级工程师,汉族,天津市人,长期从事昆虫生态学的研究,发表研究论文 20 余篇,E-mail:gef@ioz.ac.cn

* 通讯作者 Author for correspondence, E-mail:gef@ioz.ac.cn

收稿日期 Received:2005-06-01 接受日期 Accepted:2006-12-09

昆虫的食性选择与食物营养物质(如维生素、氨基酸、脂类和碳水化合物)含量的高低有关,寄主植物的次级代谢物质在昆虫的取食选择过程中也起着非常重要的作用(Beck and Reese,1975)。植物次级代谢物主要包括糖酐、萜烯、类黄酮和生物碱等,在昆虫和植物的相互作用研究中占有重要的地位(Fraenkel,1969;Agrawal,2000;Gatehouse,2002)。例如,广食性森林害虫舞毒蛾不喜好取食鹅掌楸,因为鹅掌楸含有倍半萜烯内酯,倍半萜烯的不饱和 r-内酯能杀死血吸虫并对昆虫的取食有抑制作用(Rodriquez *et al*.,1976;Haukioja,1990)。

马尾松毛虫 *Dendrolimus punctatus* Walker 是我国松树的重要害虫。马尾松 *Pinus massoniana* Lamb 是南方各省绿化荒山保护生态环境的主要树种之一,但是由于马尾松毛虫周期性的猖獗危害,严重影响了马尾松的生长发育。同时,从国外引进了湿地松 *Pinus elliottii* Engelm 来绿化荒山。湿地松生长快、产脂量高。

有关马尾松毛虫对寄主植物的适应性研究表明,马尾松毛虫最适宜的食料是马尾松针叶(蒋家文,1980;柴希民等,1990;潘玉花,1994)。不同的马尾松品系对马尾松毛虫的作用关系不尽相同。如在广西玉林地区林科所 1973–1978 年三次马尾松毛虫爆发期间,整片的马尾松林被吃光,但也有一些植株未受害;进一步分析表明这些未受害的植株与正常马尾松的差别在于其次生挥发性物质 β-蒎烯含量高,10 种昆虫必需的氨基酸含量低;用抗虫株饲养马尾松毛虫幼虫,其成活率也比用一般马尾松饲养的幼虫成活率低(马尾松抗松毛虫抗性研究组,1990)。湿地松是我国亚热带南部地区引种成功并广为在栽培的短轮伐期用材造林树种之一,产生了较好的经济效益和社会效益(赵奋成等,2001),它是优良的纸浆材与建筑材树种(吴际友等,2000)。关于湿地松针叶对马尾松毛虫生长发育的影响,目前尚未有系统性研究。

寄主食料是马尾松毛虫发生与猖獗的主要因素之一。在自然种群猖獗发生之后,除天敌之外主要是受寄主食料质和量的影响而使之繁殖能力下降并大量死亡(戈峰和邱业先,1997)。邹运鼎等分析了马尾松、湿地松这两种松树的新叶、老叶松针内含物与马尾松毛虫生存发育关系,认为维生素 B_6、低沸点物质和氨基酸是影响马尾松毛虫生殖发育的三个重要因素(邹运鼎等,1990)。赵成华等测定了马尾松松针叶内挥发性物质,表明萜烯类物质是挥发性物质的主要成分,其中 α-蒎烯和 β-蒎烯含量较高,两者之和可达 60% ~ 70%;这与云南松、思茅松的 α-蒎烯和 β-蒎烯的含量近似,两者含量之和占总挥发物的 60% ~ 70% 以上(丁靖凯等,1987;赵成华等,1995;Fan and Sun,2006;宁眺等,2006)。然而,关于营养物质及 α-蒎烯和 β-蒎烯在松树与马尾松毛虫的相互关系中起怎样的作用,为何湿地松不利于松毛虫的生长发育,其抗性机理如何等问题仍不清楚。

本文采用马尾松老叶和新叶、湿地松老叶和新叶,以及用马尾松当年生新叶、湿地松当年生新叶和马尾松当年生新叶涂上 20% 和 40% β-蒎烯,分别饲养马尾松毛虫,探讨不同类型或经不同处理的针叶对马尾松毛虫生长发育与繁殖的影响,分析了马尾松、湿地松的营养物质(氨基酸)和主要挥发性物质(萜烯类物质)与松毛虫生长发育的关系,并以此阐明马尾松和湿地松抗虫的机制。

1 材料与方法

1.1 供试虫源

马尾松、湿地松新叶、老叶对马尾松毛虫生长发育影响的实验虫源,采自江西赣南越冬代茧,成虫羽化产卵,第 1 代幼虫孵化后供实验用。

马尾松松针加外源 β-蒎烯对马尾松毛虫生长发育影响的实验虫源采自野外第 1 代茧,成虫羽化产卵,第 2 代幼虫孵化后供实验用。

1.2 供试松针

第 1 代马尾松、湿地松新叶老叶的供试松针采自南昌市新建县林场。

第 2 代马尾松加外源 β-蒎烯用的松针和马尾松、湿地松对照用的松针均采自江西农业大学后山林地。

1.3 实验处理

由于马尾松毛虫在长江中下游发生区每年发生 2 ~ 3 代,越冬代幼虫取食前一年生的老叶,第 1 代幼虫以二年生老叶为主食,第 2 代幼虫以取食当年生新叶为主。为此,根据寄主的自然生长季节,设计了马尾松新叶和老叶、湿地松新叶和老叶饲养马尾松毛虫 4 个处理,研究不同针叶氨基酸含量和 β-蒎烯含量对马尾松毛虫生长发育的影响。

已有的研究表明,马尾松与湿地松成分的主要差别是 β-蒎烯含量的不同,为此,在第 2 代幼虫发生

期间，进一步设计了马尾松当年生新叶、马尾松当年生新叶外涂 20% β-蒎烯、马尾松当年生新叶外涂 40%β-蒎烯和湿地松的当年生新叶饲养马尾松毛虫 4 个处理，探讨 β-蒎烯对马尾松毛虫生长发育的作用。外涂 β-蒎烯处理是将 β-蒎烯用戊烷稀释成 40%和 20%的浓度，用蘸过溶剂的毛刷在松针表面均匀涂布一遍，用量为 0.17 mL/g，待溶剂挥发后即进行实验。

1.4　松毛虫的饲养与观察方法

(1)马尾松、湿地松新叶、老叶处理对松毛虫生长发育的影响是在 28℃恒温室内用 2 000 mL 烧杯饲养，每个处理 3 个重复，每个重复(1 个烧杯)50 头幼虫，共计 150 头虫。烧杯蒙上纱布和塑料薄膜以调控湿度(相对湿度 70% ~ 80%)，隔日换一次新鲜针叶。

(2)外源 β-蒎烯实验是用直径 3 cm 长 20 cm 的大玻璃管单管饲养的，每个处理 5 个重复，每个重复 10 头幼虫，单管饲养。饲养温度 25℃ ~ 27℃，相对湿度 70% ~ 80%，隔日换一次松针。

每天观察并记录各处理松毛虫生长发育与存活或死亡数量。测定各处理的蛹重、产卵量。

1.5　松针氨基酸含量和挥发性物质含量的分析

为了明确马尾松毛虫幼虫取食不同的寄主饲料，在成活率，各龄期的死亡率及蛹重、产卵量等方面产生的差异，在饲养以马尾松新叶老叶和湿地松新叶老叶为食料的松毛虫幼虫过程中，当幼虫发育至 1 ~ 2 龄、3 ~ 4 龄、5 ~ 6 龄三个阶段时，分别对此阶段的松针饲料进行取样，测定它们的氨基酸含量(作者提供干样品，由中国林科院分析中心用日立 8355-5 型氨基酸自动分析仪，按氨基酸常规方法，进行定性、定量分析)。

同时，在饲养以马尾松加外源 β-蒎烯及马尾松和湿地松为食料的松毛虫幼虫过程中，分别在涂 β-蒎烯 0.5 h 后、12 h 后和 24 h 后取样进行 α-蒎烯和 β-蒎烯含量的分析，方法参照赵成华等(1995)的提取分离和鉴定方法。

1.6　数据分析

所有实验数据采用 SPSS 软件进行统计分析。两个因素间差异显著性用配对样本 t 检验。单变量两个因素间的交互作用采用单变量多因素方差分析法。LSD 多重比较法分析各组间的配对比较。

2　结果与分析

2.1　不同寄主食料对马尾松毛虫幼虫成活率的影响

以马尾松新叶为食的幼虫，前 5 龄的成活率均高于食老叶的成活率，且在 4、5 龄时达到显著水平；到 6 龄时，尽管其累计成活率低于食老叶的幼虫成活率，但两个处理结果的差异不显著。以湿地松为食料的幼虫，取食湿地松老叶的幼虫累积成活率从 1 ~ 6 龄均低于取食马尾松老叶者，而在 4、6 龄差异达到显著水平；取食湿地松新叶的幼虫，3 龄之前均与取食马尾松老叶的成活率接近，而在 4、5 龄成活率则明显下降，进入 6 龄时幼虫全部死亡。取食马尾松老叶、马尾松新叶、湿地松老叶和湿地松新叶 4 种食料的马尾松毛虫幼虫，最后的成活率分别为 44%、32.7%、4%和 0%(图 1)。

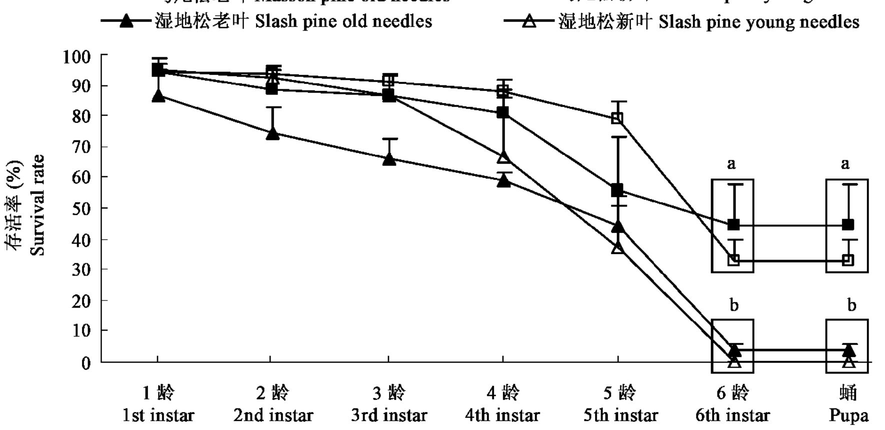

图 1　取食马尾松新、老叶与湿地松新、老叶的马尾松毛虫不同龄期幼虫的累计存活率

Fig. 1　Accumulative survival rate in different ages of *Dendrolimus punctatus* feeding on young needles and old needles of *Pinus massoniana* and *P. elliottii* respectively

图中字母表示差异的显著性($P < 0.05$)，位于同一方框表示差异显著性水平相同，图 2 同。Letters indicate significance of the differences among the treatments ($P < 0.05$), and data in the same box indicate having the same significant level. The same for Fig. 2.

如果在马尾松针叶上加上外源 β-蒎烯,则以马尾松针叶为食料的对照组,1～6 龄幼虫成活率均比以马尾松加外源 β-蒎烯的针叶为食料的两组和湿地松针叶组高,在 2～6 龄均达到显著水平差异。马尾松、马尾松加 20%外源 β-蒎烯、马尾松加 40%外源 β-蒎烯和湿地松的幼虫成活率分别为 44%、18%、20%和 16%,差异显著。说明人为地提高马尾松针叶的 β-蒎烯含量,可降低以之为食的马尾松幼虫的成活率,其成活率与取食湿地松幼虫的成活率表现完全一致(图 2)。

从每个龄期的存活率来看,马尾松毛虫幼虫不论在马尾松老叶、马尾松新叶、湿地松老叶、湿地松新叶为食料的处理中,还是在马尾松、马尾松加 20%外源 β-蒎烯、马尾松加 40%外源 β-蒎烯和湿地松食料的实验处理中,均表现出只有取食马尾松针叶的处理中 6 龄成活率最高。而马尾松加入外源 β-蒎烯后均和湿地松一样使 6 龄幼虫死亡率增加(图 3,4)。

2.2 不同寄主食料对马尾松毛虫发育的影响

取食 4 种不同处理寄主食料的幼虫发育进度不同。在饲养至第 10 天,马尾松老叶、马尾松新叶、湿地松老叶和湿地松新叶四组进入 3 龄的百分比,分别是 90%、48%、33%和 18%。饲养至第 40 天时,取食马尾松老叶的幼虫 80.70%结茧,食马尾松新叶者 48%结茧,取食湿地松老叶者只有 5%结茧,而食湿地松新叶的幼虫尚无结茧者。饲养至第 50 天时,吃湿地松新叶的幼虫全部死亡,无一结茧(图 5)。

若将第 2 代初孵化的马尾松毛虫幼虫分别用马尾松针叶、马尾松针叶加 20%外源 β-蒎烯、马尾松针叶加 40%外源 β-蒎烯和湿地松针叶饲养时,食马尾松针叶和马尾松针叶加外源 β-蒎烯的 3 种寄主食料,幼虫发育进度差别不明显,只有吃湿地松的处理发育较慢,这与图 5 的结果一致(图 6)。

从幼虫发育所需时间来看,以取食马尾松老叶的幼虫发育历期最短,平均 31.57 天,取食马尾松新叶的幼虫平均发育历期 38.67 天。而取食湿地松老叶的幼虫发育历期最长,平均为 43.67 天。与发育进度类似,马尾松加外源 β-蒎烯后对幼虫发育历期影响较小(表 1),还是以湿地松老叶为食料的幼虫发育历期最长,平均 43.67 天,比取食马尾松老叶的幼虫发育历期延长 12 天(表 2)。

2.3 不同寄主食料对马尾松毛虫性比、蛹重、产卵量的影响

在马尾松毛虫第 2 代幼虫发生期内,用当年生马尾松、湿地松针叶和当年生马尾松针叶加外源 β-蒎烯在相同条件下饲养的实验结果列入表 3。马尾松加外源 β-蒎烯的两组实验与未处理的马尾松相比,性比表现不规律;蛹重、产卵量表现出取食加 β-蒎烯的松针的两组比取食正常马尾松针叶的低,而吃湿地松针组的雌雄性比、蛹重、产卵量显著低于吃马尾松针叶组。其中,取食马尾松针组的平均产卵量为 363 粒,而取食湿地松的平均产卵量只有 187 粒。

2.4 寄主食料的氨基酸、α-蒎烯和 β-蒎烯含量的比较

表 4 的结果表明,马尾松老叶中的 10 种必需氨基酸有 9 种均依次高于马尾松新叶、湿地松老叶和湿地松新叶。只有湿地松老叶和马尾松新叶的缬氨酸含量略高于马尾松老叶。马尾松老叶、马尾松新叶、湿地松老叶和湿地松新叶中 10 种必需氨基酸总含量的平均值分别为:3.02 克、2.61 克、2.2 克和 1.7 克。马尾松老叶 10 种昆虫必需的氨基酸比马尾松新、湿地松老叶和湿地松新叶分别高出 13.5%、27.1%、43.1%,可见马尾松老叶营养成份最高,马尾松新叶其次,湿地松老叶第三,而湿地松新叶营养成份最低,比马尾松老叶低了近二分之一,这对马尾松毛虫的发育成活是极为不利的。

马尾松老叶、马尾松新叶、湿地松老叶和湿地松新叶中 α-蒎烯、β-蒎烯含量列于表 5。结果表明,4 种寄主食料中的 α∶β 的含量 3 次测试的平均值分别为 76.1∶23.9,73.4∶26.6,22.2∶77.8 和 29.0∶71.0。马尾松老叶中 α-蒎烯含量是 β-蒎烯含量的 3 倍多,而湿地松老叶中 β-蒎烯的含量是 α-蒎烯含量的 3 倍多。值得注意的是,湿地松新叶 β-蒎烯含量的变化,在 1～2 龄幼虫期、3～4 龄幼虫期、5～6 龄幼虫期 β-蒎烯的含量,分别为 64.7%、67.2%、81%。随着 β-蒎烯含量的增高,致使 5～6 龄幼虫大量死亡,甚至没有一条幼虫能够结茧化蛹。

表 6 结果显示,β-蒎烯经戊烷稀释后涂于马尾松针叶后,在 0.5 h、12 h 和 24 h 的测试结果含量变化不大,但涂过 β-蒎烯的松针的 β-蒎烯含量比未涂 β-蒎烯的对照组显著增加了。马尾松对照,马尾松加 20%外源 β-蒎烯,马尾松加 40%外源 β-蒎烯和湿地松对照 4 种松针中 α∶β 的平均值分别为 73.7∶26.3,63.2∶36.8,49.7∶50.3 和 30.3∶69.7。α/β 的比值分别为 2.81、1.83、0.99 和 0.44。显示增加外源 β-蒎烯的马尾松松针的 β-蒎烯含量确实提高了。因此,对马尾松毛虫幼虫的成活率也产生显著的影响,使其成活率降低到了接近湿地松的水平,也说明 β-蒎烯含量的增高确实是影响马尾松毛虫发育成活的重要因子。

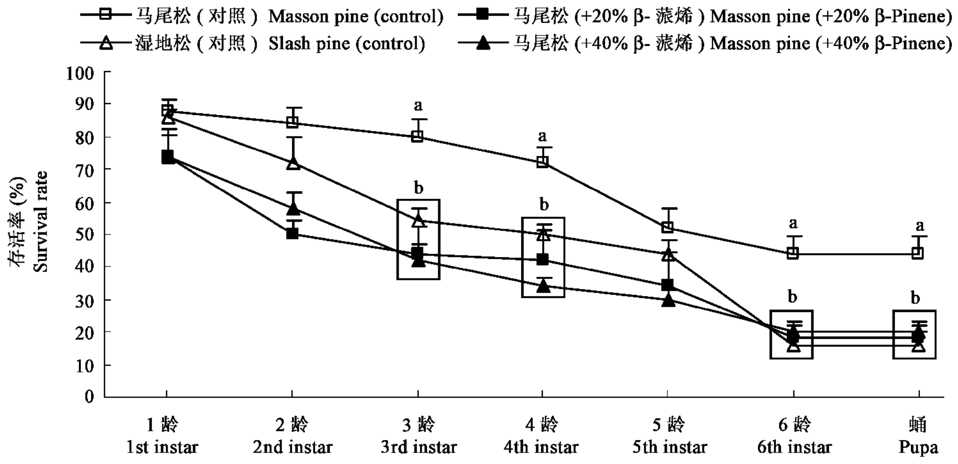

图 2　取食马尾松、湿地松和马尾松加外涂 20%、40% β-蒎烯的马尾松毛虫不同龄期幼虫的累计成活率

Fig. 2　Accumulative survival rate in different ages of *Dendrolimus punctatus* feeding on needles of *Pinus massoniana* treated by 20% and 40% β-pinene respectively and the control needles of *P*. *massoniana* and *P*. *elliottii*

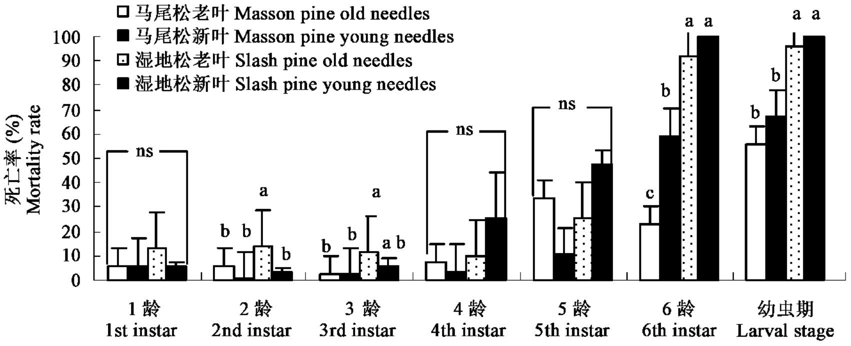

图 3　取食马尾松新、老叶与湿地松新、老叶的马尾松毛虫不同龄期幼虫的死亡率

Fig. 3　Mortality rate in different ages of *Dendrolimus punctatus* feeding on young needles and old needles of *Pinus massoniana* and *P*. *elliottii*

图中字母表示差异的显著性($P < 0.05$)，ns **表示差异不显著**($P > 0.05$)。**图 4 同。** Letters indicate significance of the differences among the treatments ($P < 0.05$), and ns indicates no significance ($P > 0.05$). The same for Fig. 4.

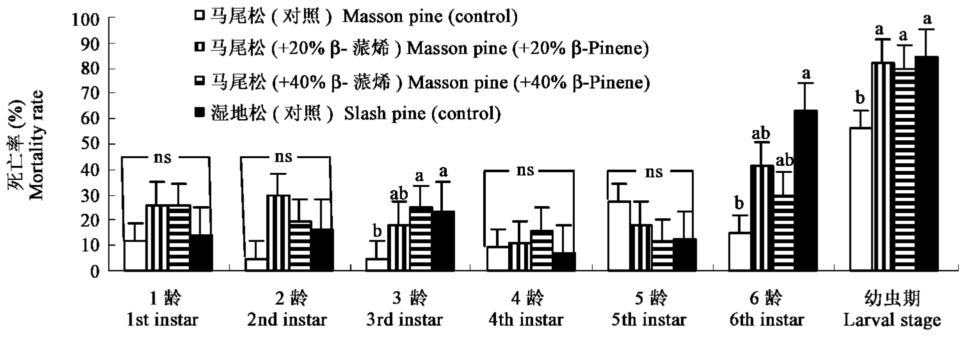

图 4　取食马尾松、马尾松加外源 β-蒎烯和湿地松的马尾松毛虫不同龄期幼虫的死亡率

Fig. 4　Mortality rate in different ages of *Dendrolimus punctatus* feeding on needles of *Pinus massoniana* treated by 20% and 40% β-pinene respectively and the control needles of *P*. *massoniana* and *P*. *elliottii*

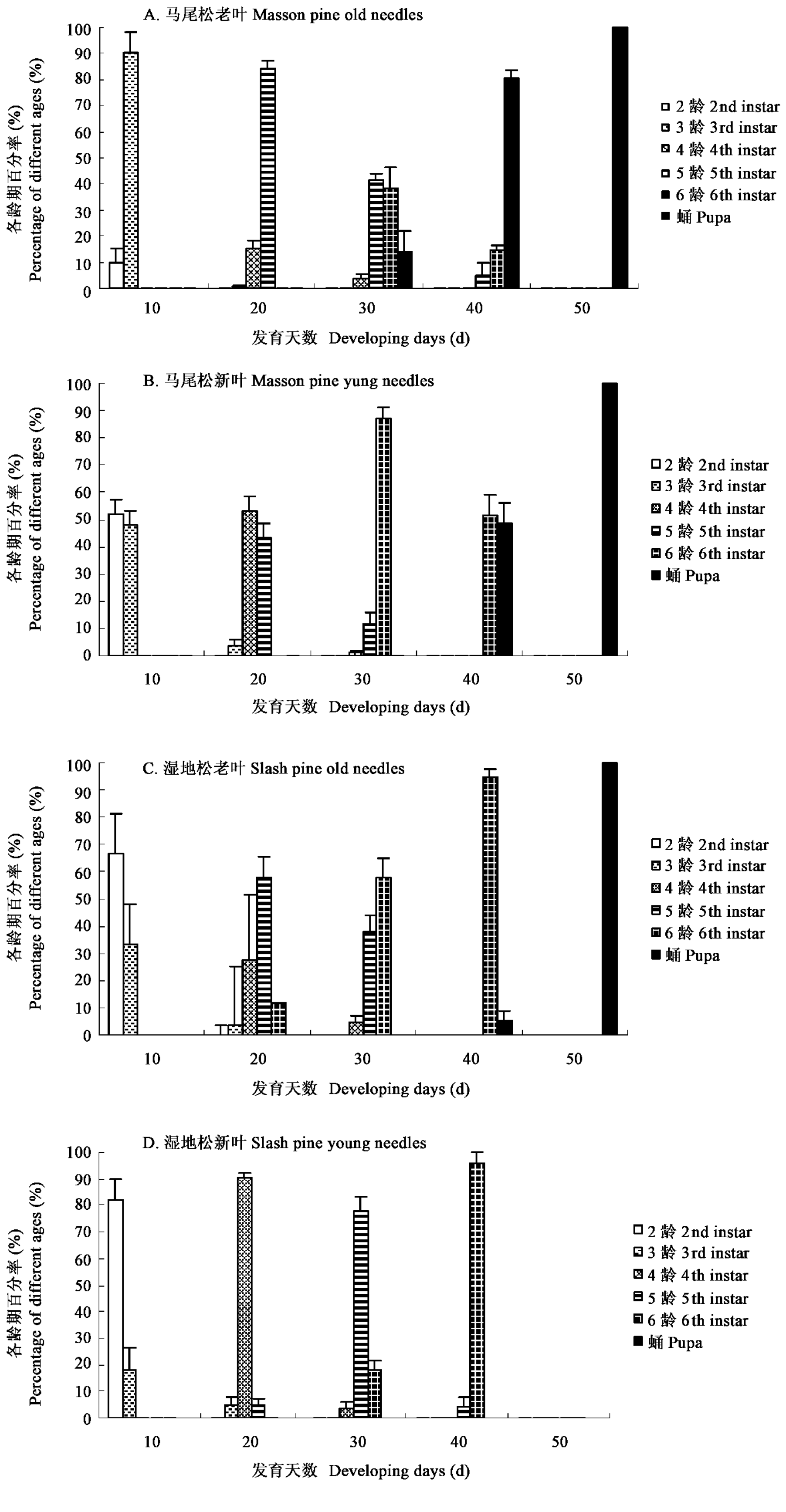

图5 取食马尾松新、老叶与湿地松新、老叶饲养的马尾松毛虫幼虫发育进度

Fig. 5 Larval development of *Dendrolimus punctatus* feeding on young and old needles of *Pinus massoniana* and *P*. *elliottii* respectively

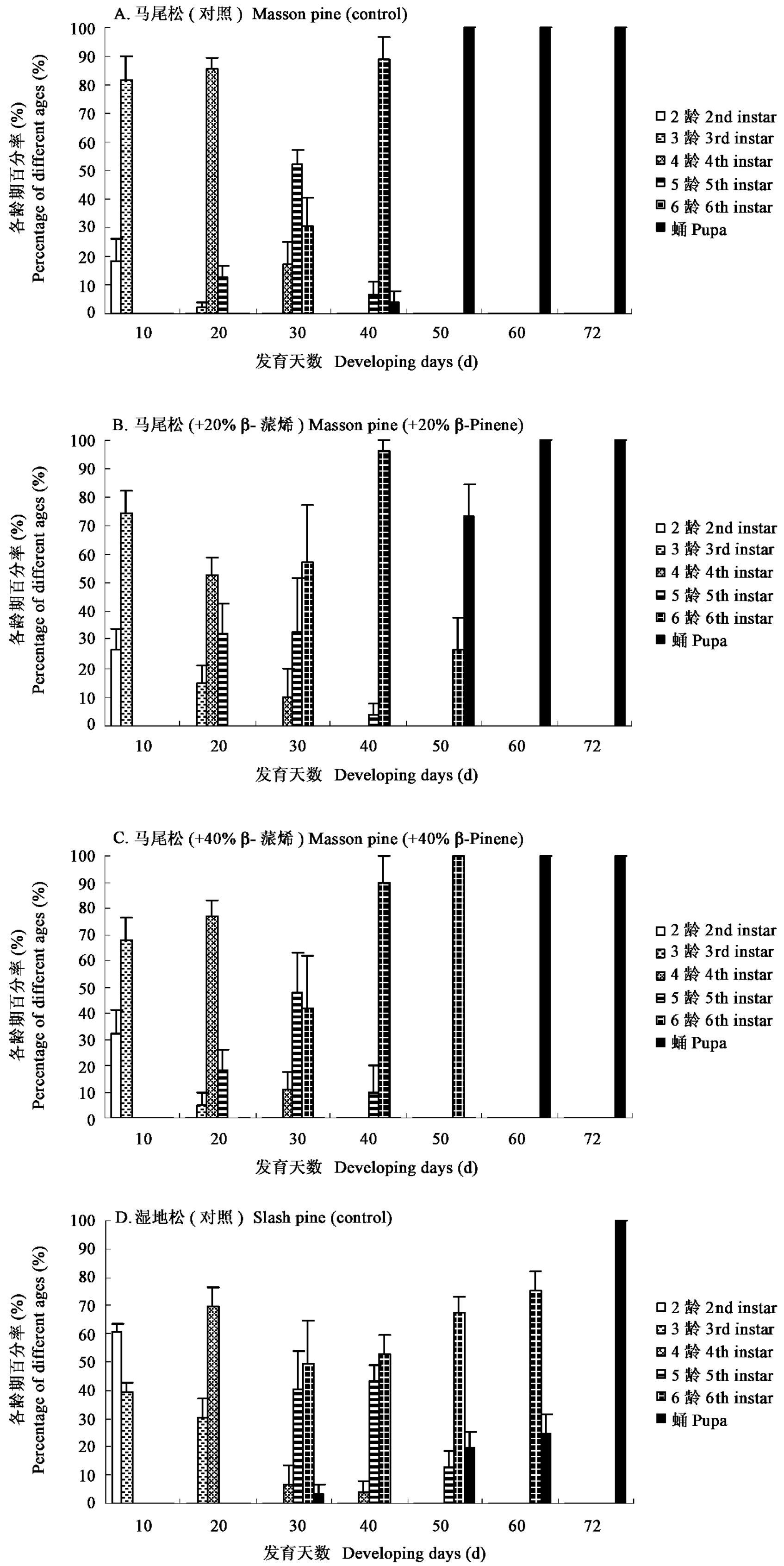

图 6　取食马尾松、湿地松和加外涂 20%、40% β-蒎烯马尾松的马尾松毛虫幼虫发育进度

Fig. 6　Larval development rate of *Dendrolimus punctatus* feeding on needles of *Pinus massoniana* treated by 20% and 40% β-pinene respectively and the control needles of *P. massoniana* and *P. elliottii*

表 1　取食马尾松新、老叶与湿地松新、老叶的马尾松毛虫幼虫的发育历期(28℃)

Table 1　Larval developmental duration of *Dendrolimus punctatus* feeding on young or old needles of *Pinus massoniana* and *P*. *elliottii* respectively (28℃)

处理 Treatment	幼虫成活率 Survival rate (%)	幼虫发育历期 Developmental duration (d)		
		最长天数 Longest duration	最短天数 Shortest duration	平均值±标准误 Mean ± *SD*
马尾松老叶 Masson pine old needles	44	43	25	31.57 ± 0.47 c
马尾松新叶 Masson pine young needles	33	47	27	38.67 ± 0.39 b
湿地松老叶 Slash pine old needles	4	50	37	43.67 ± 1.17 a
湿地松新叶 Slash pine young needles	0	–	–	–

字母 a,b,c 表示各处理组之间差异的显著性($P < 0.05$)。Letters following the data indicate significance of the differences among the treatments ($P < 0.05$).

表 2　取食马尾松、湿地松和加外涂 20%、40% β-蒎烯的马尾松的马尾松毛虫幼虫的发育历期(25℃~27℃)

Table 2　Larval developmental duration of *Dendrolimus punctatus* feeding on needles of *Pinus massoniana*, *P*. *elliottii* treated by 20% and 40% β-pinene and the control needles of *P*. *massoniana*, *P*. *elliottii* (25℃–27℃)

处理 Treatment	幼虫成活率 Survival rate (%)	幼虫发育历期 Developmental duration (d)		
		最长天数 Longest duration	最短天数 Shortest duration	平均值±标准误 Mean ± *SD*
马尾松(对照) *P*. *massoniana* (Control)	44	50	40	45.33 ± 0.52 ns
马尾松+20%β-蒎烯 *P*. *massoniana* treated by 20% β-pinene	18	59	43	47.00 ± 2.28 ns
马尾松+40%β-蒎烯 *P*. *massoniana* treated by 40% β-pinene	20	51	43	45.80 ± 0.90 ns
湿地松(对照) *P*. *elliottii* (Control)	16	73	51	58.25 ± 3.66 ns

ns 表示各处理组之间的差异不显著($P > 0.05$)。ns indicates no significance ($P > 0.05$).

表 3　取食马尾松、湿地松与加外涂 20%、40% β-蒎烯马尾松后的马尾松毛虫性比、蛹重、与产卵量

Table 3　Sexual ratio, average weight of pupa, average oviposition amount of a female of *Dendrolimus punctatus* feeding on needles of *Pinus massoniana*, *P*. *elliottii* treated by 20% and 40% β-pinene and the control needles of *P*. *massoniana*, *P*. *elliottii*

处理 Treatment	成活率 Survival rate (%)	平均产卵量(粒) Average number of eggs laid	雌雄比 Sexual ratio (%)	蛹重 Average weight of pupa (g)	
				雌 Female	雄 Male
马尾松(对照) *P*. *massoniana* (Control)	44	363.0 ± 22.02 a	1.22	1.16 ± 0.06 a	0.70 ± 0.03 a
马尾松+20%β-蒎烯 *P*. *massoniana* treated by 20% β-pinene	18	314.0 ± 65.50 ab	0.33	1.06 ± 0.15 ab	0.56 ± 0.03 ab
马尾松+40%β-蒎烯 *P*. *massoniana* treated by 40% β-pinene	20	306.0 ± 29.58 ab	1	1.03 ± 0.07 ab	0.59 ± 0.06 ab
湿地松(对照) *P*. *elliottii* (Control)	16	187.3 ± 64.39 b	0.6	0.83 ± 0.14 b	0.47 ± 0.04 b

字母 a,b,c 表示各处理组之间差异的显著性($P < 0.05$)。Letters following the data indicate significance of the differences among the treatments ($P < 0.05$).

表 4　马尾松新、老叶与湿地松新、老叶氨基酸含量

Table 4　Content of amino acid of young or old needles of *Pinus massoniana* and *Pinus elliottii* respectively

松针 Needles	10 种必需氨基酸含量 Content of ten essential AA (g/100g)											总含量 Overall content
	精氨酸 R	组氨酸 H	异亮氨酸 I	亮氨酸 L	赖氨酸 K	蛋氨酸 M	苯丙氨酸 F	苏氨酸 T	色氨酸 W	缬氨酸 V	合计 Total	
马尾松老叶 Masson pine old needles	0.38 ±0.07 a	0.29 ±0.02 a	0.32 ±0.06 a	0.48 ±0.05 a	0.43 ±0.12 a	0.12 ±015 a	0.35 ±0.00 a	0.26 ±0.03 a	0.16 ±0.01 a	0.24 ±0.05 a	3.02 ±0.38 a	5.48 ±0.64 a
马尾松新叶 Masson pine young needles	0.33 ±0.05 a	0.26 ±0.01 a	0.24 ±0.04 a	0.46 ±0.05 a	0.35 ±0.06 a	0.07 ±0.01 b	0.29 ±0.03 ab	0.21 ±0.03 a	0.14 ±0.01 a	0.27 ±0.04 a	2.61 ±0.28 a	4.54 ±0.55 ab
湿地松老叶 Slash pine old needles	0.28 ±0.01 a	0.13 ±0.01 ab	0.21 ±0.01 a	0.37 ±0.01 ab	0.33 ±0.01 a	0.10 ±0.01 ab	0.24 ±0.01 bc	0.24 ±0.01 a	0.07 ±0.01 b	0.30 ±0.01 a	2.20 ±0.02 a	4.31 ±0.17 ab
湿地松新叶 Slash pine young needles	0.19 ±0.02 a	0.09 ±0.01 b	0.16 ±0.01 a	0.28 ±0.02 b	0.25 ±0.02 a	0.09 ±0.01 ab	0.19 ±0.01 c	0.17 ±0.01 a	0.04 ±0.02 b	0.24 ±0.01 a	1.72 ±0.11 a	3.28 ±0.20 b

字母 a,b,c 表示各处理组之间差异显著性($P < 0.05$)。马尾松以 16 种氨基酸(另有天门冬氨基酸、丝氨酸、谷氨酸、甘氨酸、丙氨酸和酪氨酸)作为总含量 湿地松以 18 种氨基酸(另有天门冬氨基酸、丝氨酸、谷氨酸、甘氨酸、丙氨酸、酪氨酸、胱氨酸和脯氨酸)作为总含量。Letters indicate significance of the differences among the treatments ($P < 0.05$). The overall content of AA of masson pine comprises other six AAs (D, S, E, G, A and Y) and the overall content of slash pine comprises other eight AAs(D, S, E, G, A, Y, P and C).

表 5　马尾松新叶和老叶、湿地松新叶和老叶主要挥发性物质的含量比较

Table 5　Content of α-Pinene and β-pinene of young and old needles of *Pinus massoniana* and P*inus elliottii* respectively

松针 Needles	取样时间 Sampling time	马尾松 α、β-蒎烯含量比 Content ratio of α-Pinene and β-pinene of masson pine			湿地松 α、β-蒎烯含量比 Content ratio of α-Pinene and β-pinene of slash pine		
		α (%)	β (%)	α/β	α (%)	β (%)	α/β
新叶 Young needles	1～2 龄 1st – 2nd instar	74.4	25.6	2.90	35.3	64.7	0.55
	3～4 龄 3rd – 4th instar	71.3	28.7	2.48	32.8	67.2	0.49
	5～6 龄 5th – 6th instar	74.5	25.5	2.92	19.0	81.0	0.23
	平均值±标准误 Mean ± *SD*	73.4 ±1.05 a(ns)	26.6 ±1.05b(ns)	2.77 ±0.14 a(ns)	29.0 ±5.07 b(ns)	71.0 ±5.07 a(ns)	0.42 ±0.10 b(ns)
老叶 Old needles	1～2 龄 1st – 2nd instar	73.5	26.5	2.77	20.1	79.9	0.25
	3～4 龄 3rd – 4th instar	77.5	22.5	3.44	27.0	73.0	0.37
	5～6 龄 5th – 6th instar	77.3	22.7	3.41	19.5	80.5	0.24
	平均值±标准误 Mean ± *SD*	76.1 ±1.30 a(ns)	23.9 ±1.30 b(ns)	3.21 ±0.22 a(ns)	22.2 ±2.41 b(ns)	77.8 ±2.41 a(ns)	0.29 ±0.04 b(ns)

字母 a，b，c 表示不同松针种类组的差异显著性（$P<0.05$）；ns 表示同种松针的新老叶组之间差异不显著（$P>0.05$）。Letters indicate significance of the differences between masson pine and slash pine ($P<0.05$); ns indicates no significance between the old and young needles treatments of masson pine or slash pine ($P>0.05$).

表 6　马尾松、湿地松和加外涂 20%、40%β-蒎烯马尾松主要挥发性物质的含量

Table 6　Content of α-Pinene and β-pinene of needles of *Pinus massoniana*，*Pinus elliottii* treated by 20% and 40% β-pinene and the control

松针 Needles	取样时间 Sampling time	α、β-蒎烯含量比 Content ratio of α-Pinene and β-pinene		
		α (%)	β (%)	α/β
马尾松（对照）Masson pine (Control)	采后 0.5 h (0.5 h after picking)	73.27	26.73	2.74
	采后 12 h (12 h after picking)	74.30	25.70	2.89
	采后 24 h (24 h after picking)	73.59	26.41	2.79
	平均值±标准误 (Mean ± *SD*)	73.72 ± 0.30 a	26.28 ± 0.30 c	2.81 ± 0.04 a
马尾松+20%β-蒎烯 Masson pine + 20% β-pinene	处理后 0.5 h (0.5 h after treatment)	54.94	45.06	1.37
	处理后 12 h (12 h after treatment)	68.92	31.08	2.22
	处理后 24 h (24 h after treatment)	65.59	34.41	1.91
	平均值±标准误 (Mean ± *SD*)	63.15 ± 4.22 ab	36.85 ± 4.22 bc	1.83 ± 0.25 abc
马尾松+40%β-蒎烯 Masson pine + 40% β-pinene	处理后 0.5 h (0.5 h after treatment)	49.10	50.90	0.97
	处理后 12 h (12 h after treatment)	49.77	50.23	0.99
	处理后 24 h (24 h after treatment)	50.14	49.86	1.01
	平均值±标准误 (Mean ± *SD*)	49.67 ± 0.30 b	50.33 ± 0.30 b	0.99 ± 0.01 b
湿地松（对照）Slash pine (Control)	采后 0.5 h (0.5 h after picking)	29.96	70.01	0.43
	采后 12 h (12 h after picking)	30.93	69.07	0.45
	采后 24 h (24 h after picking)	30.12	69.88	0.43
	平均值±标准误 (Mean ± *SD*)	30.34 ± 0.30 c	69.66 ± 0.29 a	0.44 ± 0.01 c

字母 a，b，c 表示各处理组之间差异显著性（$P<0.05$）。Letters following the data indicate significance of the differences among the treatments ($P<0.05$).

3　讨论

前人研究表明，马尾松林与湿地松林内马尾松毛虫发生危害的程度不同。作者在江西省多年的松毛虫发生情况的调查中也发现，弋阳县和吉安县两处 30 年生以上的湿地松林，在周围马尾松林松毛虫大发生时，马尾松林针叶被吃光，而湿地松林却受害很轻。在第 1 代马尾松毛虫发生期内，马尾松毛虫主要危害马尾松老叶。本文通过使用不同类型的针叶分别饲养马尾松毛虫，表明马尾松毛虫在第 1 代发生期内取食马尾松老叶、马尾松新叶、湿地松老叶、湿地松新叶的成活率明显不同，其值分别为 44%、32.7%、4%和 0%，以取食马尾松老叶的幼虫成活率最高；其中，取食湿地松老叶的 6 龄幼虫死亡率达到 91.9%，取食湿地松新叶的 6 龄幼虫全部死亡，均未结茧化蛹。这些结果进一步验证了林间观察到的现象。

产生这一现象的原因是什么呢？蛋白质或氨基酸是参与昆虫生长发育虫体组织的主要物质。昆虫所必需的 10 种氨基酸为精氨酸、组氨酸、异亮氨酸、亮氨酸、赖氨酸、蛋氨酸、苯丙氨酸、苏氨酸、色氨酸、

和缬氨酸，与脊椎动物所必须的 10 种氨基酸相同（Vanderzant，1963a，1963b，1965；Taylor and Medici，1966；Rock and King，1967a，1967b；Rock and Hodgson，1971；丁靖凯等，1987；Wold and Marquis，1997）。昆虫对蛋白质的需要主要是对氨基酸的需要，因而蛋白质的营养价值取决于氨基酸的数量和质量。马尾松抗松毛虫抗性研究组（1990）曾在 4、8、10 月马尾松毛虫 3 个世代期间室内饲养马尾松毛虫，表明用抗虫马尾松针叶饲养的幼虫比正常马尾松松针饲养的幼虫，死亡率分别提高了 14%、47.4% 和 25.8%，抗虫株针叶中 10 种必需氨基酸（色氨酸未测）的含量比正常株的含量少 16.4%，而 α-蒎烯和 β-蒎烯的含量比（α/β），抗虫株为 1.94，正常马尾松植株为 3.37。本文的实验结果表明，在马尾松毛虫第 1 代发生期，马尾松老叶、马尾松新叶、湿地松老叶、湿地松新叶中 10 种氨基酸百克干叶中的含量分别为：3.022 克、2.613 克、2.204 克、1.720 克，其中湿地松老叶比马尾松老叶少 27%，湿地松新叶比马尾松老叶少 43%。而 α 和 β-蒎烯含量比（α/β），马尾松老叶、马尾松新叶、湿地松老叶和湿地松新叶分别为 3.21、2.77、0.29 和 0.42，湿地松老叶中的 β-蒎烯含量是马尾松的 3 倍多。本文的结果中马尾松老叶的氨基酸含量和 α/β 蒎烯含量比与抗性机制研究中的正常马尾松植株近似，但湿地松老叶和新叶的氨基酸含量比抗虫株的含量更低，而 β-蒎烯的含量均比抗虫株的含量更高，所以湿地松表现出更强的抗虫性。本文结果进一步说明，不仅营养物质氨基酸含量低影响了成活率，同时湿地松新叶和老叶的 β-蒎烯含量分别达到了 α 和 β-蒎烯总含量的 71.0% 和 77.8%，萜烯类物质 β-蒎烯含量高可能也是使幼虫致死的另一个原因。

为明确哪个因子起主导作用，我们在 8–9 月第 2 代马尾松毛虫发生期内，用马尾松当年生新叶、湿地松当年生新叶和马尾松当年生新叶涂上 20% 和 40% β-蒎烯的针叶分别饲养马尾松毛虫，发现相同的马尾松针叶加涂 20% 和 40% 的外源 β-蒎烯后，其 β-蒎烯含量比不加外源 β-蒎烯的马尾松针叶显著提高了，加涂 20% β-蒎烯处理组比其未加外源 β-蒎烯松针的 β-蒎烯含量增加了 40.2%，加涂 40% 外源 β-蒎烯处理的松针比未加外源 β-蒎烯的松针的 β-蒎烯含量增加了 91.51%。而取食加涂外源 β-蒎烯松针的幼虫成活率明显降低了，马尾松对照、马尾松加 20% 外源 β-蒎烯、马尾松加 40% 外源 β-蒎烯和湿地松对照中幼虫成活率分别为：44%、18%、20% 和 16%。在相同的马尾松针叶，加涂外源 β-蒎烯后比对照未加 β-蒎烯的针叶饲养的幼虫成活率降低 50% 以上，加涂 20% β-蒎烯的实验组比对照降低 59.1%，加涂 40% β-蒎烯的实验组比对照降低 54.5%，2 组增加外源 β-蒎烯的成活率均与取食湿地松对照组的成活率接近。结果证实，增加外源 β-蒎烯的马尾松松针导致针叶内的 β-蒎烯含量提高，使其成活率降低到了接近湿地松的水平。说明 β-蒎烯含量是影响马尾松毛虫发育成活的重要因子。

但从马尾松毛虫发育进度来看，食马尾松针叶和马尾松针叶加涂上 20% 和 40% 外源 β-蒎烯的 3 种寄主食料，幼虫发育进度差别不明显，只有取食湿地松的幼虫发育较慢，这与表 1 的结果一致。这说明马尾松和湿地松 2 种针叶中影响幼虫发育快慢的主要因素不是 β-蒎烯含量而是营养物质的含量。

本实验中，用增加马尾松针叶中 β-蒎烯含量的方法饲养马尾松毛虫的结果证明：增加了外源 β-蒎烯的松针饲养的马尾松毛虫幼虫和用同样松针未增加外源 β-蒎烯饲养的幼虫相比，死亡率明显提高。松针涂加 20% 外源 β-蒎烯后松针的含量比 α/β 为 1.83，涂加 40% 外源 β-蒎烯后松针的含量比 α/β 为 0.99。湿地松和马尾松未加外源 β-蒎烯的正常针叶分别为 0.44 和 2.81。而取食涂 20% β-蒎烯溶液的针叶、涂 40% β-蒎烯溶液的针叶、湿地松正常针叶、马尾松正常针叶的幼虫成活率分别为 18%、20%、16% 和 44%。可见马尾松针叶增加 β-蒎烯含量后幼虫死亡率提高了 50% 以上，但并不是 β-蒎烯含量增加越多其幼虫死亡率也越高，各龄期的死亡率和用湿地松饲养的幼虫一样，也是 6 龄幼虫死亡率最高，是什么原因导致幼虫死亡率增加？是否 β-蒎烯可影响幼虫脱皮激素的含量水平，进而影响化蛹行为？这些问题还待进一步深入探讨。

致谢 本项研究中挥发性物质的分析工作得到了中国科学院动物研究所赵成华研究员的帮助和支持，河北农业大学张红军同学参加了部分饲养松毛虫实验，在此一并致谢。

参 考 文 献（References）

Agrawal AA，2000. Benefits and costs of induced plant defense for *Lepidium virginicum*（Brassicaceae）. *Ecology*，81（7）：1 804–1 813.

Beck SD，Reese JC，1975. Insect-plant interactions：nutrition and metabolism. In：Wallace JW，Mansell RL eds. Biochemical Interaction Between Plants and Insects. New York：Plenum Press. 41–92.

Chai XM，He ZH，Wu ZD，1990. Influence of host trees on development and

population quantity of *Dendrolimus punctatus* Walker. *Journal of Zhejiang Forestry Science and Technology*，10(2)：11－19. [**柴希民，何志华，吴正东**，1990. **不同饲料树种对马尾松毛虫生长发育及种群数量的影响. 浙江林业科技**，10(2)：11－19]

Ding JK，Ding LS，Yi YF，Wu Y，Sun HD，Luo FS，Pi WL，1987. Chemical composition of pine needle oil of *P. yunnanensis* and *Pinus kesiya* var. *langbianensis* from Yunnan province. *Acta Botanica Yunnanica*，9(4)：505－508. [**丁靖凯，丁立生，易元芬，吴玉，孙汉董，罗方书，皮文林**，1987. **滇产云南松、思茅松松针油的化学成分. 云南植物研究**，9(4)：505－508]

Fan JT，Sun JH，2006. Influences of host volatiles on feeding behaviour of the Japanese pine sawyer，*Monochamus alternatus*. *Journal of Applied Entomology*，130(4)：238－244.

Fraenkel GS，1969. Evaluation of our thoughts on secondary plant substances. *Entomol. Exp. Appl.*，12：473－486.

Gatehouse JA，2002. Plant resistance towards insect herbores：a dynamic interaction. *New Phytologist*，156(2)：145－169.

Ge F，Qiu YX，1997. Studies on the changes of some chemicals in damaged pine needles and their effects on population parameters of pine caterpillar. *Acta Entomologica Sinica*，40(4)：337－342. [**戈峰，邱业先**，1997. **松树受害后一些化学物质含量的变化及其对马尾松毛虫种群参数的影响. 昆虫学报**，40(4)：337－342]

Haukioja E，1990. Induction of defenses in trees. *Ann. Rev. Entomol.*，36：25－42.

Jiang JW，1980. Study on pine trees of resistance to masson pine caterpillars. *Forestry Science and Technology*，(4)：26－29. [**蒋家文**，1980. **松树的抗虫性研究. 林业科技**，(4)：26－29]

Ning T，Fan JT，Fang YL，Sun JH，2006. Changes in contents of host volatile terpenes under different damaged states and electroantennogram response of *Monochamus alternatus* Hope to these volatiles. *Acta Entomologica Sinica*，49(2)：179－188. [**宁眺，樊建庭，方宇凌，孙江华**，2006. **不同危害状态下寄主萜烯挥发物含量的变化及松墨天牛对其组分的触角电位反应. 昆虫学报**，49(2)：179－188]

Pan YH，1994. Primary survey on resistance level of *Pinus elliottii* Engelm to masson pine caterpillars. *Hubei Forestry Science and Technology*，(4)：28－29. [**潘玉花**，1994. **湿地松树对马尾松毛虫抗性程度的初步调查. 湖北林业科技**，(4)：28－29]

Research Group of Masson Pine Resistance to Masson Pine Caterpillar，1990. A study on resistance mechanism of the No.11 masson pine tree to the caterpillar (*Dendrolimus punctatus* Walker). *Scientia Silvae Sinicae*，26(2)：133－141. [**马尾松抗松毛虫抗性研究组**，1990. **马尾松抗性植株的抗性机制研究. 林业科学**，26(2)：133－141]

Rock GC，Hodgson E，1971. Dietary amino requirements for *Heliothis zea*：determined by dietary deletion and radiometric techniques. *J. Insect Physiol.*，17：1 087－1 097.

Rock GC，King KW，1967a. Qualitative amino acid requirements of the red-banded leafroller，*Argyrotaenia velutinana*. *J. Insect Physiol.*，13：59－68.

Rock GC，King KW，1967b. Qualitative amino acid requirements of the red-banded leafroller，*Argyrotaenia velutinana*. *J. Insect Physiol.*，13：175－186.

Rodriquez EG，Towers HN，Mitchell JC，1976. Biological activities of sesquiterpene lactones. *Phytochemistry*，15：1 573－1 580.

Taylor MW，Medici JC，1966. Amino acid requirements of grain beetles. *J. Nutr.*，88：176－180.

Vanderzant ES，1963a. Nutrition of the boll weevil larva. *J. Econ. Entomol.*，56：357－362.

Vanderzant ES，1963b. Nutrition of the adult boll weevil：oviposition on defined diets and amino acid requirements. *J. Insect Physiol.*，9：683－691.

Vanderzant ES，1965. Axenic rearing of the boll weevil on defined diets：amino acid，carbohydrate，and mineral requirements. *J. Insect Physiol.*，11：659－670.

Wold EN，Marquis RJ，1997. Induced defense in white oak：effect on herbivores and consequences for the plant. *Ecology*，78(5)：1 356－1 369.

Wu JY，Long YZ，Hu DM，Tong FP，Ai WS，2000. An approach to inheritance and variation of main economic characters and comprehensive selection of half-sib families of slash pine. *Scientia Silvae Sinicae*，36(4)：106－109. [**吴际友，龙应忠，胡蝶梦，童方平，艾文胜**，2000. **湿地松半同胞家系主要经济形状的遗传变异及其综合选择. 林业科学**，36(4)：106－109]

Zhao CH，Wu DM，Yan YH，1995. Analysis of masson pine needle volatiles and their electroantennogram activity with masson pine caterpillar. *Scientia Silvae Sinicae*，31(2)：125－131. [**赵成华，伍德明，阎云花**，1995. **马尾松针叶中挥发性成分的鉴定及其对马尾松毛虫的触角电位反应. 林业科学**，31(2)：125－131]

Zhao FC，Zhang YZ，Li XZ，Li FM，He MJ，Huang YQ，2001. Genetic analysis of half diallel progeny of slash pine. *Forest Research*，14(6)：641－647. [**赵奋成，张应中，李宪政，李福明，何木晋，黄永权**，2001. **湿地松半双列子代遗传分析. 林业科学研究**，14(6)：641－647]

Zou YD，Cheng FJ，Zha GJ，1990. Effect of the chemical components of pine needle on the existence and growth of pine caterpillars *Dendrolimus punctatus*. *Scientia Silvae Sinicae*，26(2)：143－147. [**邹运鼎，程扶玖，查光济**，1990. **松针内含物与马尾松毛虫生长发育关系的研究. 林业科学**，26(2)：143－147]

（责任编辑：袁德成）